



**Kandidatarbeten
i skogsvetenskap**

Fakulteten för skogsvetenskap

2013:28

**Två rödlistade arter i ett
fragmenterat landskap –
En studie av konnektivitet**

*Two red-listed species in a fragmented landscape –
A connectivity study*

Sandra Laestander

Sveriges Lantbruksuniversitet Program: Jägmästarprogrammet
Institutionen för skogens ekologi och skötsel
Kandidatarbete i skogsvetenskap, 15 hp, Kurs: EX0592 Nivå: G2E
Handledare: Jon Andersson & Roger Pettersson

SLU, Inst för vilt, fisk och miljö

Examinator: Tommy Mörling, SLU, Inst för skogens ekologi och
skötsel

Umeå 2013

Kandidatarbeten i Skogsvetenskap

Fakulteten för skogsvetenskap, SLU

Enhet/Unit	Institutionen för skogens ekologi och skötsel Department of Forest Ecology and Management
Författare/Author	Sandra Laestander
Titel, Sv	Två rödlistade arter i ett fragmenterat landskap – En studie av konnektivitet
Titel, Eng	Two red-listed species in a fragmented landscape – A connectivity study
Nyckelord/ Keywords	Fragmentering, spridningsavstånd, landskapsanalys, GIS- modellering, tolv tandad barkborre, <i>Ips sexdentatus</i> , lappmes, <i>Parus cinctus</i>
Handledare/Supervisor	Jon Andersson, Institutionen för vilt, fisk och miljö Roger Pettersson, Institutionen för vilt, fisk och miljö
Examinator/Examiner	Tommy Mörling Institutionen för skogens ekologi och skötsel/ Department of Forest Ecology and Management
Kurstitel/Course	Kandidatarbete i skogsvetenskap Bachelor Degree in Forest Science
Kurskod	EX0592
Program	Jägmästarprogrammet
Omfattning på arbetet/	15 hp
Nivå och fördjupning på arbetet	G2E
Utgivningsort	Umeå
Utgivningsår	2013

SAMMANFATTNING

Sedan trakthyggesbrukets införande har stora förändringar skett i de svenska skogarna. Viktiga negativa effekter av trakthyggesbruk på skogslevande arter är habitatförluster och habitatfragmentering. I detta sammanhang är begreppet konnektivitet viktigt. Konnektivitet beskriver i vilken utsträckning arter kan röra sig mellan lämpliga habitatfläckar i landskapet. Konnektiviteten för en art är beroende av andel lämpliga habitat och artens spridningsförmåga.

Konnektivitet undersöktes för tolvtandad barkborre och lappmes vid olika spridningsavstånd. Analyser utfördes för lämpliga habitatfläckar både i skogar över 60 år och över 100 år. För tolvtandad barkborre undersöktes viktiga habitatfläckar och en diskussion kring skydd av habitatfläckar fördes. För lappmes gjordes en jämförelse mellan två områden för att undersöka om fragmentering av skogslandskapet kunde vara en orsak till att lappmesen försvunnit från det ena området men fanns kvar i det andra.

För tolvtandad barkborre var 35 fläckar icke-skyddade och 15 fläckar skyddade bland de habitatfläckar med högst konnektivitet vid ett urval av skogar över 100 år. Av de icke-skyddade fläckarna ägde Sveaskog 31 stycken, resterande 4 fläckar var privatägda. Konnektiviteten var i medeltal högst för de icke-skyddade fläckarna. Vid skydd av skog skulle habitatfläckar med hög konnektivitet prioriteras eftersom dessa fläckar har god anslutning till andra fläckar och därigenom kan fungera som spridningsvägar.

För lappmes fanns en större areal lämpliga habitatfläckar över 100 år i området där arten fanns kvar jämfört med området där arten försvunnit, vilket innebar att fragmenteringsgraden var lägre i området där arten fanns kvar. Detta indikerar att fragmentering kan vara en av orsakerna till att lappmesen försvunnit från det ena området.

Nyckelord: Fragmentering, spridningsavstånd, landskapsanalys, GIS-modellering, tolvtandad barkborre, lappmes

SUMMARY

The Swedish forests have undergone large changes since the modern forestry with clearcutting began. Important negative effects on forest-living species caused by clearcutting are habitat losses and habitat fragmentation. The concept of connectivity is important in this context. Connectivity describes to which degree species can move between suitable habitat patches in the landscape. The connectivity for a species depends on the proportion of suitable habitat and on the species' dispersal capacity.

Connectivity was analysed for the bark beetle *Ips sexdentatus* and for the Siberian tit at different dispersal distances. Analyses were performed for suitable habitat patches both in forests older than 60 years and older than 100 years. For *Ips sexdentatus*, important habitat patches were studied and a discussion about protection of habitat patches was made. For the Siberian tit a comparison between two areas were made with the purpose of studying if fragmentation of the forested landscape could be a reason to the declining populations of Siberian tit.

For *Ips sexdentatus*, 35 patches were unprotected and 15 patches were protected among the habitat patches with the highest connectivity and with an age over 100 years. Among the unprotected patches, 31 were owned by Sveaskog and the remaining 4 patches were privately owned. The connectivity was on an average highest for the unprotected patches. Habitat patches with high connectivity would be preferred for protection since they are well connected with other patches.

For the Siberian tit, the area of suitable habitat patches over 100 years were larger in the area where the species occur compared to the area where it has decreased. This indicates that fragmentation could be one of the causes of the declining populations of Siberian tit in this area.

Keywords: Fragmentation, dispersal distance, landscape analysis, GIS-modeling, *Ips sexdentatus*, Siberian tit

INNEHÅLL

SAMMANFATTNING	2
SUMMARY.....	3
INLEDNING.....	5
Skogsbrukets effekter på landskapet	5
Habitatfragmentering.....	6
Studiearter.....	7
Syfte och frågeställningar	10
MATERIAL OCH METODER	11
Studieområde	11
Dataurval	12
Analyser.....	12
RESULTAT	16
Tolvtandad barkborre	16
Lappmes.....	18
DISKUSSION	20
Tolvtandad barkborre	20
Lappmes.....	24
Slutsats.....	26
Tillkännagivanden	26
REFERENSER	27

INLEDNING

Skogsbrukets effekter på landskapet

Människan har under lång tid påverkat de svenska skogarna men de största förändringarna har skett under de senaste 100 åren i och med det moderna skogsbrukets införande (Esseen m.fl. 1997). Under 1940-talet gjorde trakthyggesbruket sitt intåg och sedan 1950-talet har det varit det dominerande skogsskötselsystemet i Sverige (Albrektson m.fl. 2012; Östlund m.fl. 1997). Trakthyggesbruket skapar ofta enskiktade eller likåldriga bestånd och skötseln bedrivs i faser, med föryngrings-, röjnings-, gallrings- och slutavverkningsfas (Albrektson m.fl. 2012).

I norra Sverige har landskapsstrukturen förändrats till följd av trakthyggesbruket, från ett landskap dominerat av gamla, flerskiktade naturskogar till ett landskap dominerat av enskiktade brukade skogar (Esseen m.fl. 1997). En av trakthyggesbrukets effekter på skogslandskapet är förlust av habitat för olika arter, som orsakats av minskade arealer gammal naturskog (Weslien & Widenfalk, 2009). Ett annat exempel på trakthyggesbrukets påverkan är förändringar i habitatstrukturer, som orsakats av minskade mängder död ved, minskade andelar äldre lövträd och kortare omloppstider, vilket medfört en större del tidiga successioner (Esseen m.fl. 1997; Weslien & Widenfalk, 2009). Dessutom orsakar trakthyggesbruket habitatfragmentering, vilket innebär minskade arealer av gammal skog och längre avstånd mellan områden med gammal skog (Esseen m.fl. 1997; Weslien & Widenfalk, 2009). En långvarig begränsning av naturliga störningsregimer såsom brand har även gett negativa konsekvenser för arter som gynnas av bränder (Esseen m.fl. 1997).

Ett naturligt skogslandskap utsätts kontinuerligt för en rad olika störningar såsom stormar, brand, översvämningar, utbrott av skadeinsekter och bete (Nilsson m.fl. 2001). I den boreala skogen var branden den viktigaste störningsfaktorn (Esseen m.fl. 1997). I dagens skogslandskap orsakas dock de flesta störningarna av skogsbruket medan de naturliga störningsregimerna har blivit allt ovanligare. Följden av dessa förändringar är bl.a. en minskad biologisk mångfald i skogarna. Arter som missgynnas av skogsbruk har ofta mycket specifika krav på sina livsmiljöer och särskilt missgynnade grupper är lavar, svampar och ryggradslösa djur (Bernes, 2011). Det finns även arter som gynnas av skogsbruk. Gemensamt för dessa arter är att de ofta är generalister som är väl anpassade till störningar och de tidiga successioner som följer dessa (Bernes, 2011). Bland arter med specifika krav på sin livsmiljö kan som exempel nämnas brandanpassade arter, där många är rödlistade eller utrotade till följd av effektiv brandbekämpning (Essén m.fl. 1997; Nilsson m.fl. 2001). Även arter knutna till gamla eller grova träd och arter knutna till grov död ved missgynnas av skogsbruk vid omföringen av gamla naturskogar till enskiktade produktionsskogar (Esseen m.fl. 1997; Bernes, 2011).

I ett skogslandskap som ständigt fragmenteras av intensivt skogsbruk missgynnas arter som är anpassade till sammanhängande äldre skog med intakta kärnområden, medan arter som trivs i ungskogar och kantzoner gynnas (Virkkala, 1987). Stannfåglar som lever i äldre sammanhängande barrskog, såsom tretåig hackspett, *Picoides tridactylus*, lappmes, *Parus cinctus* och lavskrika, *Perisoreus infaustus* hör till den grupp av fåglar som missgynnas mest av trakthyggesbruk (Esseen m.fl. 1997). I norra Finland har dessa tre arter minskat kraftigt till följd av habitatförluster och habitatfragmentering (Virkkala, 1987).

Habitatfragmentering

Ett habitat är en kombination av de fysiska och miljömässiga resurser som en art behöver för att överleva och reproduceras inom sitt hemområde (Franklin m.fl. 2002; Lindenmayer & Fisher, 2006). Begreppet habitatfragmentering behandlar uppsplittringen av stora sammanhängande habitat till mindre habitat (Andrén, 1994). Eftersom ett habitat definieras utifrån en enskild art är även begreppet habitatfragmentering artspecifikt (Franklin m.fl. 2002). Fragmentering av skogslandskapet kan ske naturligt efter exempelvis brand eller stormfällning (Haila, 1999).

Fragmentering till följd av mänsklig aktivitet är idag den vanligaste storskaliga orsaken till fragmentering av skogslandskapet (Andrén, 1994). I begreppet habitatfragmentering ingår förlust av ursprungligt habitat, minskad habitatstorlek och ökad isolering av habitat, det vill säga att avståndet mellan habitat i landskapet ökar (Andrén, 1994). Dessutom kan kanteffekter ge en förändrad habitatkvalitet (Franklin m.fl. 2002). Ett fragmenterat landskap består av lämpliga habitat omgivna av en matrix (mindre lämpliga eller icke lämpliga habitat), där kvalitén på matrix är av vikt för hur stora effekterna av fragmenteringen blir (Franklin m.fl. 2002). Som exempel kan en matrix bestående av jordbruksmark ha en annan effekt på spridningsförmågan hos en art knuten till gammal skog än en matrix bestående av ungskog (Franklin m.fl. 2002).

Två teorier som har varit viktiga för utvecklingen av begreppet habitatfragmentering är den öbiogeografiska teorin och metapopulationsteorin. På 1960-talet lanserades den öbiogeografiska teorin (MacArthur & Wilson, 1967). Denna teori säger att artantalet på en ö bestäms av balansen mellan kolonisation och utdöende från fastlandet (Lindenmayer & Fisher, 2006). Kolonisationshastigheten på en ö minskar med ett högre artantal, eftersom det med fler närvarande arter inte finns kvar så många arter som kan kolonisera ön (Niklasson & Nilsson, 2005). Hastigheten av artinvandring minskar även med ökande avstånd från fastlandet, som fungerar som spridningskälla (Niklasson & Nilsson, 2005).

Utdöendehastigheten minskar med ökande östorlek, eftersom större öar ofta har större populationer och därigenom lägre utdöenderisk (Niklasson & Nilsson, 2005). Teorin förutsäger att stora öar nära fastlandet har en högre artrikedom än små och/eller isolerade öar (Niklasson & Nilsson, 2005). Metapopulationsteorin behandlar enskilda arters förekomst till skillnad från öbiogeografien som inkluderar alla arter inom ett område. En metapopulation är en grupp av lokala populationer av en art som interagerar genom att individer kan sprida sig mellan dessa lokala populationer (Niklasson & Nilsson, 2005). I en metapopulation är antalet lämpliga habitat för en art begränsat till ett visst antal fläckar som kan urskiljas från det omgivande icke-lämpliga landskapet (Lindenmayer & Fisher, 2006). Det sker interaktioner mellan de olika lokala populationerna genom spridning och kolonisation och ibland sker även lokala utdöenden (Lindenmayer & Fisher, 2006).

Konnektivitet

I fragmenterade landskap är begreppet konnektivitet viktigt. Habitatfragmentering kan genom förlust av habitat ge populationsminskningar hos en art och denna minskning kan även förstärkas av att fragmentering minskar konnektiviteten i landskapet (Laita m.fl. 2010). Landskapets konnektivitet beskriver i vilken utsträckning landskapet underlättar eller hindrar

rörelser mellan habitatfläckar (Taylor m.fl. 1993). Konnektiviteten i landskapet är således inte enbart beroende av andelen och fördelningen av lämpliga habitat utan även av den enskilda artens spridningsförmåga (Laita m.fl. 2010). Landskapets konnektivitet kan påverka en arts kolonisations- och spridningsförmåga, utdöenderisk, populationstäthet och populationstillväxt (Laita m.fl. 2010). Ett landskap med habitat som är väl sammanbundna, det vill säga ett landskap med en låg grad av isolering mellan habitat, kommer att ha en hög konnektivitet (Lindenmayer & Fisher, 2006).

Minskad konnektivitet i skogslandskapet utgör ett hot mot den biologiska mångfalden eftersom spridningsbegränsade arter då får problem och därför har intresset ökat för att inkludera konnektivitet som ett mått vid planering inom skogsbruket (Pascual-Hortal & Saura, 2008). För att kunna mäta konnektivitet för en art i ett landskap är det viktigt att känna till artens spridningsförmåga (Walters, 2007). Spridning är en av de centrala biologiska processerna och det är viktigt att ha kunskap om arters spridningsförmåga för att kunna förstå populationsdynamik och för att kunna utvärdera arters utdöenderisk (Lindenmayer & Fisher, 2006; Ranius, 2006). Spridning påverkar hur populationer klarar av förändringar i miljön orsakade av exempelvis habitatfragmentering och är en nödvändig process för att upprätthålla genetisk variation i en population, för att motverka lokala utdöenden och för nykolonisation av lämpliga habitat (Ranius, 2006). I dagsläget finns enbart begränsade kunskaper för många arter gällande deras möjligheter till spridning (Bergsten m.fl. 2013). För att kunna bedöma till vilken grad spridning begränsar skogslevande arters förekomst i brukade landskap behövs fler studier kring arters spridningsförmåga (Jonsson, 2002).

Det finns flera olika metoder för att mäta och analysera konnektivitet. Graf-teoretiska modeller, som även kallas nätverksmodeller, möjliggör analyser av hur olika habitatfläckar är sammankopplade med varandra vid olika spridningsavstånd för en art, detta ger alltså ett mått på konnektiviteten i landskapet för en viss art (Laita m.fl. 2010). En graf kan förklaras som en form av datastruktur för att representera ett landskap (Urban & Keitt, 2001). I en graf-teoretisk modell byggs landskapet upp av noder (som representerar habitatfläckar) som binds samman genom länkar (Urban & Keitt, 2001). En länk visar på en potentiell spridningsväg mellan lämpliga habitat för en organism (Pascual-Hortal & Saura, 2006). En länk kan ha en fysisk motsvarighet i landskapet, exempelvis i form av en korridor, men det behöver inte vara så, utan en länk kan även vara en avståndsfunktion (Pascual-Hortal & Saura, 2006). En komponent är en sammankopplad region som består av ett antal noder (habitatfläckar), där varje par av noder binds samman av en länk (se Figur 3; Pascual-Hortal & Saura, 2008). En komponent bildas när avståndet mellan habitatfläckar blir för stort. Det sker när det inte finns någon länk mellan habitatfläckar i olika komponenter, vilket innebär att ett isolerat habitat utgör en egen komponent (Figur 3; Pascual-Hortal & Saura, 2006). Detta kan exemplifieras av att avståndet mellan två habitatfläckar överstiger en arts möjliga spridningsförmåga (Pascual-Hortal & Saura, 2006). En komponents area är den sammanlagda arean av alla habitatfläckar som är sammanbundna och ingår i komponenten (Bodin & Zetterberg, 2010).

Studiearter

Tolvtandad barkborre, Ips sexdentatus

Med en kroppslängd av 6-8 mm är den tolv tandade barkborren den största äkta barkborre vi har i Sverige (Pettersson, 2012). Artens utbredningsområde sträcker sig från Europa och vidare till Turkiet, Mellanöstern, Sibirien, Korea, Kina, Japan och Thailand (Ehnström &

Lindelöw, 2007). Att den heter som den gör beror på att skalbaggen har sex taggar på varje bakre täckvinge, det vill säga totalt tolv. Färgen är brun till svartbrun och könen är lika (Ehnström & Lindelöw, 2007). Arten är polygam och gångsystemet är stjärnformigt med 1-4 modergångar som utgår från en stor parningskammare och följer längs fiberriktningen (Ehnström & Axelsson, 2002). Modergångarna kan bli mer än 50 cm långa och larvgångarna är ca 5 cm långa (Ehnström & Lindelöw, 2007). Gångsystemen påträffas oftast på döende eller nyligen döda tallar, vanligtvis upp till 2-3 m av rotstocken, både på liggande och stående träd (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012). Tolv tandad barkborre behöver för sin larvutveckling tjock och solexponerad bark (Ehnström & Lindelöw, 2007). Det finns olika uppgifter kring hur tjock barken behöver vara. I södra Norge ynglar arten under bark som är 0,9-2 cm tjock, medan den i norra Finland kan yngla under bark av 0,4- 0,6 cm tjocklek (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012). Sammantaget kan sägas att artens livsmiljö är under tallbark med en tjocklek av 1-3 cm (Pettersson, 2012).

I norra Skandinavien har arten en generation per år och svärmning sker i maj-juli (Ehnström & Lindelöw, 2007). Hanen anländer först till det utvalda trädet och lockar till sig honor med hjälp av aggregationsferomoner (Pettersson, 2012). Larverna utvecklas snabbt och den nya generationen kläcks i juli-augusti. Unga skalbaggar näringsgnager i barken innan övervintringen som görs under barken eller nere i marken (Ehnström & Lindelöw, 2007).

Tolv tandad barkborre har i likhet med andra barkborrar en god spridningsförmåga (Sauvard, 2004). I en fransk fångst - återfångststudie undersöktes spridningsförmågan hos arten genom att märkta borrar släpptes ut i centrum av en cirkel omgiven av feromonfällor på olika avstånd (Jactel, 1991). Undersökningen utfördes i tallskog och resultaten visar att tolv tandad barkborre kan spridas minst 4 km (Jactel, 1991). De högsta återfångstnivåerna uppnåddes på ett avstånd av 100 m från startplatsen, men en del borrar flög alltså betydligt längre (Jactel, 1991). Den tolv tandade barkborrens maximala flygkapacitet har undersökts i laboratorieförsök där 98 % av de undersökta individerna flög längre än 5 km, 50 % flög längre än 20 km och 10 % kunde flyga längre än 45 km (Jactel & Gaillard, 1991). Dessa resultat visar dock enbart maximal flygkapacitet och säger inget om den egentliga spridningsförmågan i skog (Jactel & Gaillard, 1991). Hur den tolv tandade barkborrens effektiva spridningsförmåga ser ut under naturliga förhållanden beror bland annat på tillgången på lämpligt substrat, respons på feromonproduktion, väderförhållanden och vindriktning då arten flyger oftast i vindriktningen (Jactel & Gaillard, 1991; Sauvard, 2004).

Under 1900-talet har artens förekomstområde i Skandinavien minskat kraftigt och populationsminskningar har på senare tid även setts i Frankrike och västra Ryssland (Ehnström & Lindelöw, 2007). I Sverige fanns tolv tandad barkborre förut över i stort sett hela landet, men under de senaste 100 åren har arten gradvis försvunnit och de senaste 30 åren har arten endast hittats i Norrbottens inland, i Arvidsjaur, Arjeplog, Jokkmokk, Gällivare och Kiruna kommuner (Pettersson, 2008; 2012). Det finns olika möjliga förklaringar till artens kraftiga tillbakagång men den troligaste orsaken är antagligen brist på lämpliga habitat (Pettersson, 2012). Sedan trakthyggesbrukets införande har andelen äldre tallbestånd minskat och de korta omloppstiderna missgynnar vedskalbaggar som är beroende av gamla tallar med tjock bark (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012). Dessutom har mängden döda och döende träd minskat då dessa träd ofta tas ut vid skötselåtgärder som gallring och slutavverkning (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012). Färre skogsbränder är en annan möjlig orsak till minskningen av tolv tandad barkborre, då bränder ger fler solexponerade döende tallar, vilket är ett lämpligt substrat för arten (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012). Det är även troligt att konkurrens från större mörghalvborre, en art som gynnas av trakthyggesbruk och som har tidigare svärmningsperiod, missgynnar tolv tandad

barkborre genom att mörghorren hinner före med att kolonisera lämpligt substrat (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012).

Tolv tandad barkborre är idag rödlistad enligt kategorin starkt hotad, EN (Gärdenfors, 2010). Enligt rödlistningsbedömningen 2010 minskar populationen, alternativt förväntas populationen minska. Antalet lokaler i landet uppskattas vara mellan 5-20 och förekomstarean mellan 20-80 km² (Ehnström & Lindelöw, 2007). Den tolv tandade barkborrens nuvarande utbredningsområde är fragmenterat och bedömningen är att det finns en risk att habitatkvaliteten kan försämrats och antalet lokalområden minska (Ehnström & Lindelöw, 2007). Arten ingår även i Naturvårdsverkets åtgärdsprogram för skalbaggar på nyligen död tall, som är en del i arbetet för att bevara hotade arter och uppnå miljö kvalitetsmålet ”Ett rikt växt- och djurliv” (Naturvårdsverket, 2012). För att bevara arten bör inte gamla tallbestånd avverkas, men om avverkning ändå utförs är det viktigt att spara grova tallar (Ehnström & Lindelöw, 2007). I områden där arten finns kan en del gamla tallar fällas efter att den större mörghorren haft sin svärmsperiod (Ehnström & Lindelöw, 2007). Naturvårdsbränning är en skötselmetod som gynnar tolv tandad barkborre, eftersom det ger en ökad solinstrålning på de kvarvarande träden och därigenom ökar substrattillgången (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012).

Lappmes, Parus cinctus

Lappmesen lever i nordliga barrskogar och återfinns i norra Eurasien, Alaska och nordvästra Kanada (Järvinen, 1982). Arten lever i områden med sammanhängande äldre barrskog och kan även häcka i fjällbjörkskogar, fast i betydligt lägre tätheter (Edenius & Tjernberg, 2010). Glesa barrskogar med ett tydligt lövinslag och höjdläggesskogar är typiska habitat för lappmesen (Edenius & Tjernberg, 2010). Lappmesen häckar i naturliga hål eller hackspetthål, men i brist på naturliga boplatser kan den även häcka i holkar (Virkkala, 1990; Edenius & Tjernberg, 2010). Björk är ett viktigt trädslag vid födosök och födan domineras av ryggradslösa djur som spindlar, larver och insekter men lappmesen äter även animaliska produkter, frön och fett om den har tillgång till det (Edenius & Tjernberg, 2010; Virkkala, 1990).

I Skandinavien är populationen av lappmes tvådelad, med ett sydligt utbredningsområde från nordvästra Dalarna till mellersta Härjedalen och ett nordligt utbredningsområde som sträcker sig från norra Jämtland och norrut (Edenius & Tjernberg, 2010). Lappmesens förekomstområde har förskjutits västerut i Norrbottens och Västerbottens län. Som exempel var arten i början av 1990-talet trolig häckfågel i Jörns och Norsjö socknar i mellersta Västerbotten, men på senare tid har inte några häckningsfynd rapporterats därifrån (Edenius & Tjernberg, 2010). I den senaste årsrapporten för övervakning av fåglarnas populationsutveckling anges att lappmesen sannolikt är den av skogens fåglar som det går sämst för och att arten nu i huvudsak påträffas i delar av inre och norra Norrland där det finns områden med mer orörda skogar (Lindström & Green, 2013).

En av orsakerna till att arten missgynnas kan vara att det i brukad skog finns färre lämpliga häckningsplatser i form av högstubbar och stående döda eller döende träd samt en mindre andel lövträd (Orell m.fl. 1999). Lappmesen är även känslig för habitatfragmentering eftersom den kräver ett större hemområde under häckningstiden jämfört med andra mesfåglar (Järvinen, 1982; Orell m.fl. 1999). Sedan det storskaliga kalhyggesbruket infördes på 1950-talet har andelen gammal barrskog kraftigt minskat med habitatförluster som följd vilket sedermera kan ha minskat lappmespopulationerna (Virkkala, 1990). En studie visade att

lappmesen missgynnas av gallrade produktionsskogar. En trolig förklaring till detta ansågs vara att stamantalet är lägre jämfört med naturskogar vilket i sin tur kan reducera tillgången på insekter (Virkkala, 1990). I habitat av god kvalitet kan lappmesens hemområde vara omkring 15-20 ha stort medan det i marginalområden kan krävas hemområden med en storlek av 50-100 ha (Orell m.fl. 1999). I naturskogar är tätheterna av lappmes cirka 4 par/km² medan den i brukade skogar utan holkar är betydligt lägre, mindre än 1 par/km² (Virkkala, 1990).

I en finsk studie undersöktes spridningsavstånd för lappmes mellan häckningsplatser och från födelseplats till första häckningsplats (Orell m.fl. 1999). Spridningsavstånden mellan häckningsplatserna låg mellan 0-2,5 km för hanar och 0-6 km för honor (ej signifikant skillnad mellan könen), medianen för båda könen var 100 m. Medianen för spridningsavståndet från födelseplats till första häckningsplats var för hanar 2,5 km och för honor 4,3 km, med en signifikant skillnad mellan könen. Det längsta spridningsavståndet som uppmättes i studien var för en hona som under studien förflyttade sig 23 km (Orell m.fl. 1999).

Lappmesen är idag rödlistad enligt kategorin nära hotad, NT (Gärdenfors, 2010). Enligt rödlistningsbedömningen 2010 minskar populationen, alternativt förväntas populationen minska på grund av färre lämpliga habitat samt även mer fragmenterade habitat. Att populationen förväntas minska i framtiden beror på att trakthyggesbruket missgynnar lappmesen som är beroende av äldre, sammanhängande och ogallrad skog (Edenius & Tjernberg, 2010). För att bevara och om möjligt återskapa habitat bör skogsbruket använda sig av ekologisk landskapsplanering, där större sammanhängande områden är av stor vikt för lappmesen. Skogsskötseln kan anpassas genom att andelen lövträd hålls hög och genom att döda och döende träd sparas eller skapas vid gallring och slutavverkning (Edenius & Tjernberg, 2010).

Syfte och frågeställningar

Syftet med mitt projekt är att undersöka konnektivitet och variationen av denna för de två arterna lappmes och tolv tandad barkborre.

För tolv tandad barkborre ska konnektiviteten undersökas i ett område där arten finns idag. För denna art är frågeställningarna:

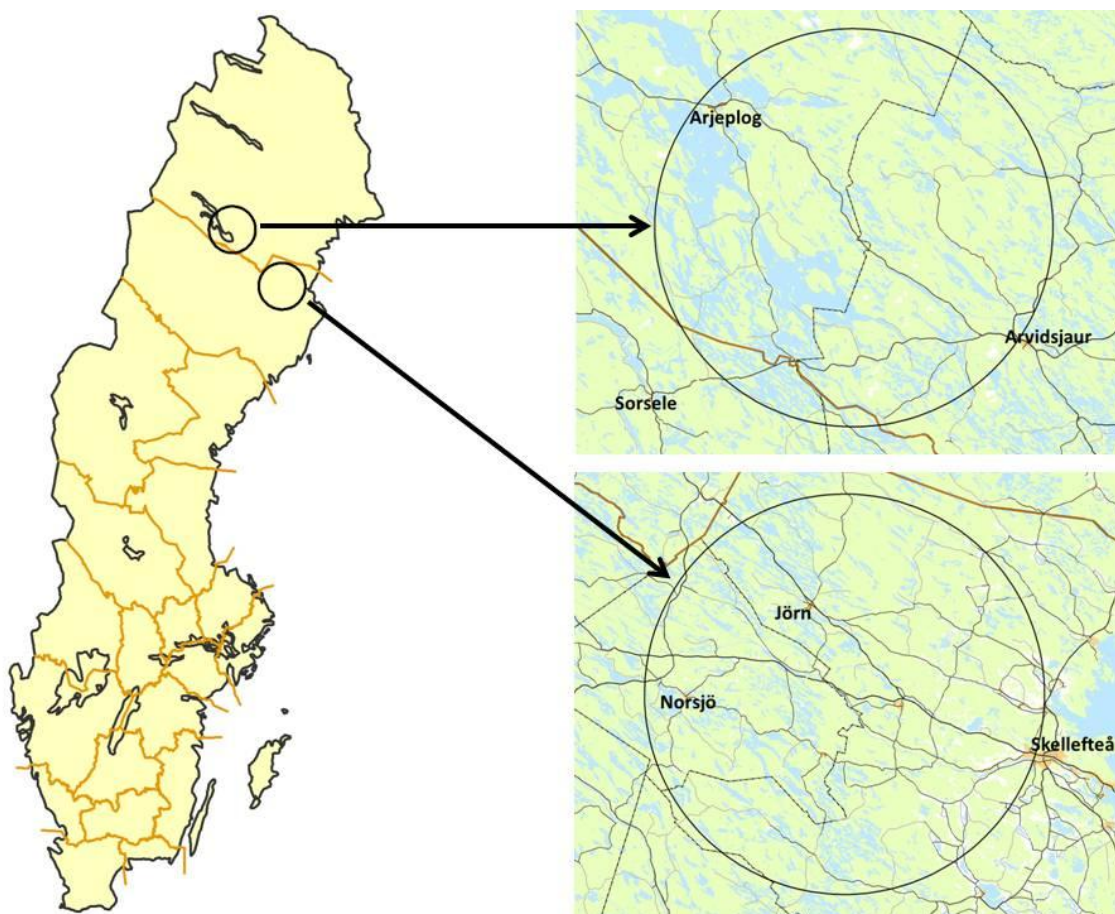
- Vilka habitatfläckar och komponenter är av störst vikt för den tolv tandade barkborren baserat på de habitatkrav och spridningsavstånd som finns tillgängliga i litteraturen?
- Hur kan en planeringssituation se ut inom det undersökta området med avseende på skydd av habitatfläckar med hög konnektivitet?

För lappmes ska två områden analyseras, ett där arten finns kvar och ett där arten har försvunnit. Konnektiviteten i dessa områden ska undersökas vid urval av skogar i två olika åldersklasser och för tre olika spridningsavstånd. Målet är att undersöka varför lappmesen försvunnit från det ena området men finns kvar i det andra. Min hypotes utifrån uppgifter i litteraturen är att fragmentering av skogslandskapet kan vara en orsak till att lappmesen försvunnit från det ena studieområdet. För att undersöka om det finns skillnader i fragmentering ska storlek av komponenter i de båda områdena jämföras.

MATERIAL OCH METODER

Studieområden

Analyserna utfördes i två cirkulära landskap med radien 40 km. Det första studieområdet täckte in delar av Arjeplog, Arvidsjaur, Sorsele och Malå kommuner, i Norrbottens och Västerbottens län och det andra studieområdet täckte in delar av Norsjö, Skellefteå och Vindelns kommuner i Västerbottens län (Figur 1). Konnektivitet för tolv tandad barkborre undersöktes enbart i det första studieområdet eftersom det är ett område där den i dagsläget finns. Konnektivitet för lappmes undersöktes i båda studieområdena, för att kunna möjliggöra en jämförelse mellan ett område där arten finns kvar (område ett) och ett område där arten försvunnit (område två).



Figur 1. Karta över studieområden. Den övre högra kartbilden visar studieområde ett och den undre visar studieområde två.

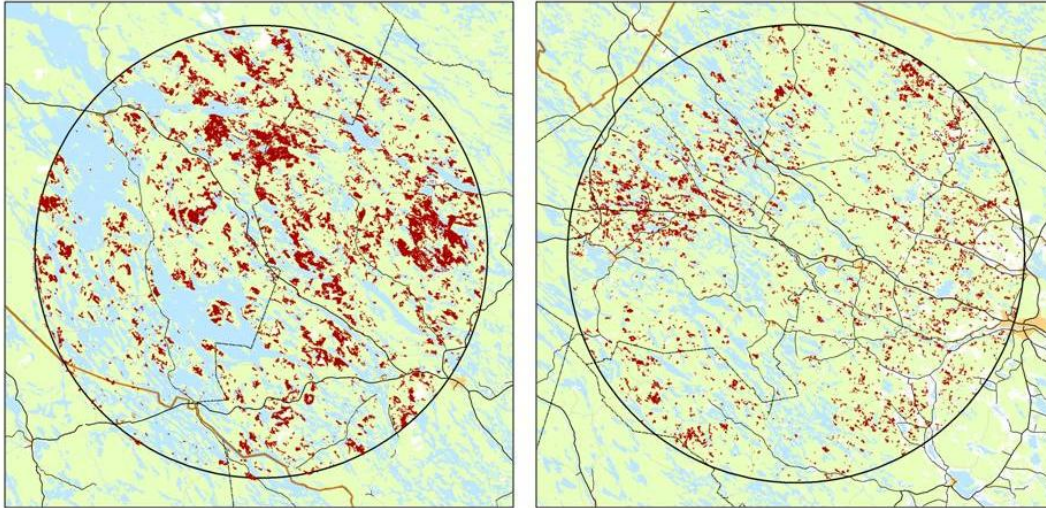
Dataurval

Studien baserades på data från kNN-Sverige (Anon. 2008). kNN-Sverige är kartdata i rasterformat som täcker skogsmarken i Sverige där satellitbilder och insamlade fältdata från Riksskogstaxeringen har bearbetats vid institutionen för skoglig resurshushållning vid SLU i Umeå. I kNN-Sverige finns information om virkesförråd, beståndsmedelålder, medelhöjd och trädslag för Sveriges skogsmark (Granqvist Pahlén m.fl. 2004). I studien användes den segmenterade versionen av kNN-Sverige från år 2000, vilket är en version som genomgått ytterligare bearbetning och korrigering vid institutionen för skoglig resurshushållning, SLU.

För båda studiearterna baserades urvalet av skogar på ålder, där skogar över den valda åldern räknades som möjliga habitat för arten. För tolv tandad barkborre analyserades skogar över 100 år. För lappmes utfördes två analyser, en med ett urval av skogar över 60 år och en med ett urval av skogar över 100 år. Motiveringen till att skogar äldre än 60 år klassades som lämpliga för lappmesen är att kalhyggesbruket gjorde sitt intåg på 1950-talet och att skogar yngre än 60 år ofta är kalavverkade medan skogar äldre än 60 år för det mesta är flerskiktade och mer naturskogslika och därmed lämpligare som habitat för arten. Liknande indelning av skogen i två klasser, med 60 år som gräns, har även använts i en studie kring hur landskapets struktur påverkar förekomsten av gråsidning (Ecke m.fl. 2010). Motiveringen till att ett urval av skogar över 100 år gjordes är att ålder kan användas som en form av kvalitetsmått, där det är troligt att skogar över 100 år är mer naturskogslika än de över 60 år och att de då innehåller fler av de kvalitéer som både lappmes och tolv tandad barkborre behöver. Tyvärr blir medelfelet i skattningarna för ålder större med ökande beståndsålder (Reese m.fl. 2003). Det är den främsta anledningen till att urvalet av skogar gjordes med 100 år som övre gräns.

Analys

För båda studieområdena gjordes från kNN-Sverige ett urval av skogar över 60 år och över 100 år i GIS-programvaran ArcMap 10.1 (ESRI, 2012). Dessa lager med utvalda skogar konverterades sedan från rasterformat till shapeformat. Information om avverkade områden i Norrbotten och Västerbotten hämtades från Skogsstyrelsen via karttjänsten Skogens källa och skogar som avverkats under perioden 2001 till 2013 klassades om från skog till kalhyggen (Skogsstyrelsen, 2013). Polygoner (habitatfläckar) med en area under 2 ha togs bort med motiveringen att dessa områden är för små för att räknas som habitat och för att effektivisera kommande analyser. I figur 2 visas en bild från ArcMap hur det såg ut efter dessa steg.



Figur 2. Bild från ArcMap som för båda studieområdena visar polygoner $\geq 2\text{ha}$ med skog över 100 år markerade i rött. Studieområde ett till vänster och studieområde två till höger.

För GIS-analyser av konnektivitet mellan fläckar av skog i de båda studieområdena användes programvarorna Conefor 2.6 (Saura & Torné, 2012) och Matrix Green (Bodin & Zetterberg, 2010). Med Conefor kunde jag undersöka hur varje enskild skogsfläck bidrog till landskapets konnektivitet. För att kunna utföra beräkningar i Conefor behövdes ett tillägg till ArcMap, ”Conefor Inputs Analysis”, som användes för att beräkna avstånden mellan alla polygoner i de olika lagren. Dessa uppgifter användes sedan i Conefor för att beräkna konnektiviteten för varje polygon (habitatfläck) vid olika spridningsavstånd, hämtade från litteraturen.

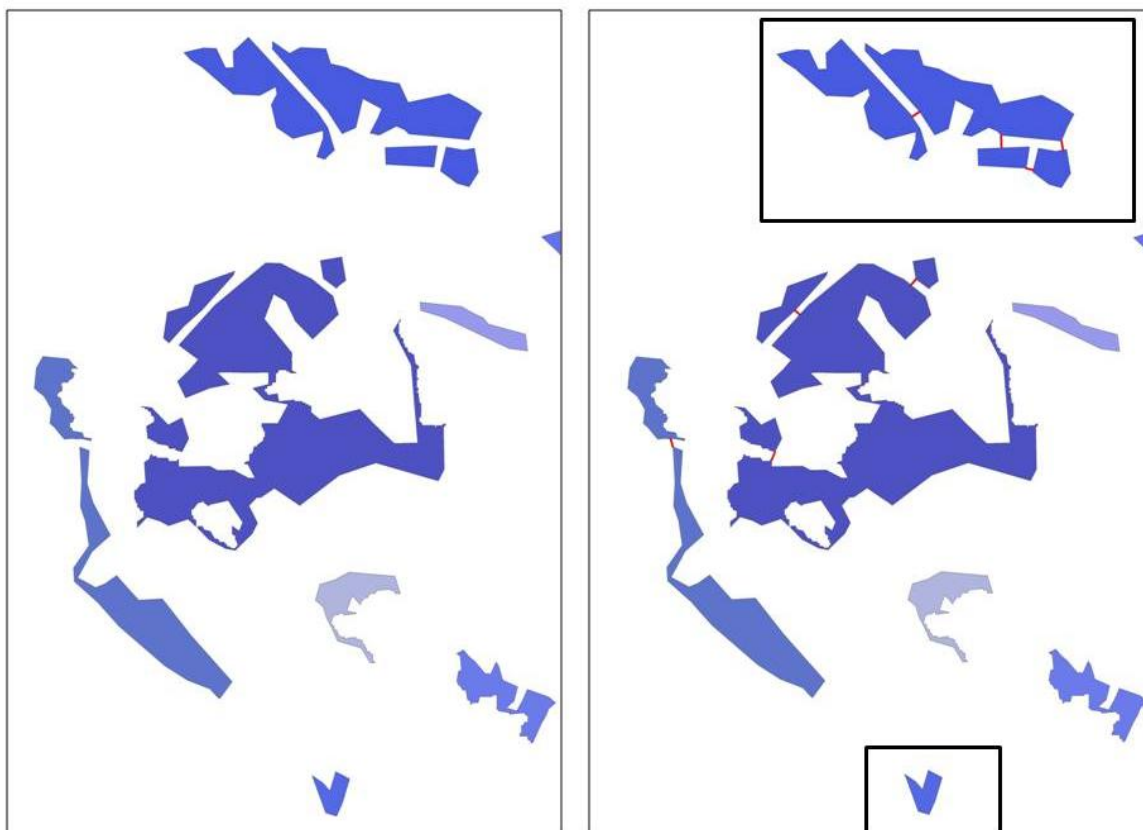
För tolv tandad barkborre beräknades konnektiviteten i det första studieområdet vid ett urval av skogar över 100 år och med ett spridningsavstånd av 4 km. För lappmes beräknades konnektiviteten i båda studieområdena, vid ett urval av skogar över 60 år och vid ett urval av skogar över 100 år. De olika spridningsavstånd som användes var 100 m (medianspridning mellan häckningsplatser), 2,5 km (medianspridning för hanar från födelseplats till första häckningsplats) samt 4,3 km (medianspridning för honor från födelseplats till första häckningsplats).

I Conefor används måttet Integral Index of Connectivity (IIC), för att beräkna konnektivitet (Pascual-Hortal & Saura, 2007). IIC kan anta värden mellan 0 och 1, där $IIC=1$ anger att hela landskapet består av lämpligt habitat (Pascual-Hortal & Saura, 2006). I den här studien användes en fraktion av IIC som kallas dIICflux (Saura & Rubio, 2010). Efter körningarna i Conefor importerades resultaten till ArcMap. För att kunna studera hur konnektiviteten varierade i landskapet oberoende av habitatfläckarnas arealer följde jag samma princip som Laita m.fl. (2010), där jag genom att dividera den beräknade konnektiviteten (dIICflux) för varje habitatfläck med fläckens areal i ha fick ett värde på konnektivitet korrigerat för arean. Syftet med detta förfarande är att erhålla ett konnektivitetsvärde för varje skogsfläck som är oberoende av skogsfläckens area. IIC är baserat på ett maximalt spridningsavstånd för den art som undersöks vilket innebär att arten kan sprida sig upp till ett antaget maxvärde men inte längre och oavsett kvalité för det omgivande landskapet.

För att kunna undersöka konnektivitet på landskapsnivå samt för att kunna jämföra konnektivitet mellan de båda studieområdena gjordes analyser av komponenter i Matrix

Green. För tolvtandad barkborre utfördes en komponentanalys i det första studieområdet vid ett urval av skogar över 100 år för spridningsavståndet 4 km. För lappmes utfördes komponentanalyser i båda studieområdena, vid ett urval av skogar över 60 år och vid ett urval av skogar över 100 år, för spridningsavstånden 100 m, 2,5 km och 4,3 km.

En komponent består som tidigare nämnts av ett antal habitatfläckar som binds samman genom att de ligger inom ett definierat spridningsavstånd, vilket för exempelvis lappmesen var 100 m i en av analyserna (Figur 3). Mellan habitatfläckar i olika komponenter finns inga länkar eftersom avståndet är för stort för artens spridningsförmåga (Bodin m.fl. 2006). En komponents area är den sammanlagda arean av alla habitatfläckar som ingår i komponenten. Sannolikheten för att en komponent kan upprätthålla en livskraftig population av en art ökar med komponentens storlek (Bodin & Zetterberg, 2010).



Figur 3. Den vänstra figuren visar ett antal habitatfläckar för lappmes i område 2. Den högra figuren visar samma habitatfläckar efter utförd komponentanalys med spridningsavståndet 100 m. Notera även de röda linjerna i den högra bilden som illustrerar länkar, dvs. möjliga spridningsvägar mellan fläckarna. I figuren syns sju komponenter. För att förtydliga det hela är två komponenter omgivna av ramar. Den övre inramningen visar en komponent med fyra habitatfläckar och den nedre inramningen visar ett isolerat habitat som utgör en egen komponent. Se även Bodin m.fl. 2006.

För tolvtandad barkborre valdes de 50 habitatfläckar som hade högst konnektivitet ut för ytterligare analyser. Genom att inhämta information om skyddad skog från Naturvårdsverkets kartverktyg Skyddad natur (Naturvårdsverket, 2013) och från Skogens källa (Skogsstyrelsen, 2013) kunde varje habitatfläck klassas som skyddad eller inte. De olika skyddsformer som identifierades var naturreservat, nyckelbiotoper och frivilliga avsättningar hos bolag. Efter detta identifierades markägartyp genom att Markägarkartan användes (Metria, 2010). Markägarförhållandena delades in i två klasser: 1, staten genom Sveaskog och 2, privata ägare.

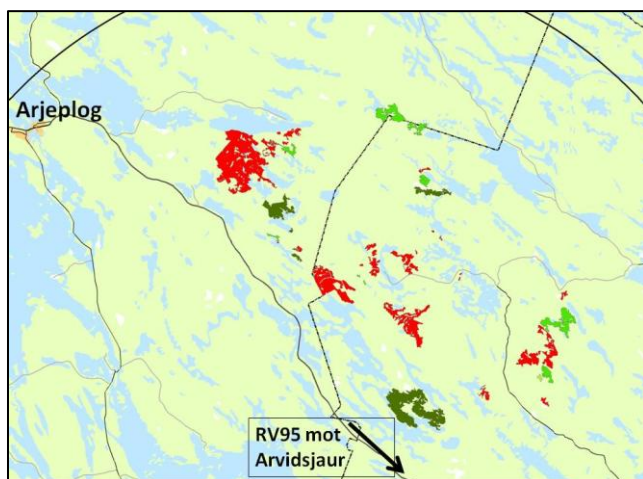
Eftersom en del av de 50 skogsfläckarna låg inom en av Sveaskogs ekoparker, Tjadnes-Nimtek, kontaktades en naturvårdsspecialist på Sveaskog och information inhämtades om målklasserna för dessa habitatfläckar. För ekoparker skrivs ett ekoparksavtal. Detta avtal är även ett tidsbegränsat naturvårdsavtal om 50 år. Det innebär att de målklassningar som skrivs in i avtalet inte kan bytas ut i syfte att nedprioritera naturvårdsambitionen. Exempelvis kan inte klassen naturvård orörd (NO) bytas mot generell hänsyn (PG). Däremot kan förändringar i målklassning gå i motsatt riktning, det vill säga från PG till NO (Ek, pers. kom., 8 april, 2013).

RESULTAT

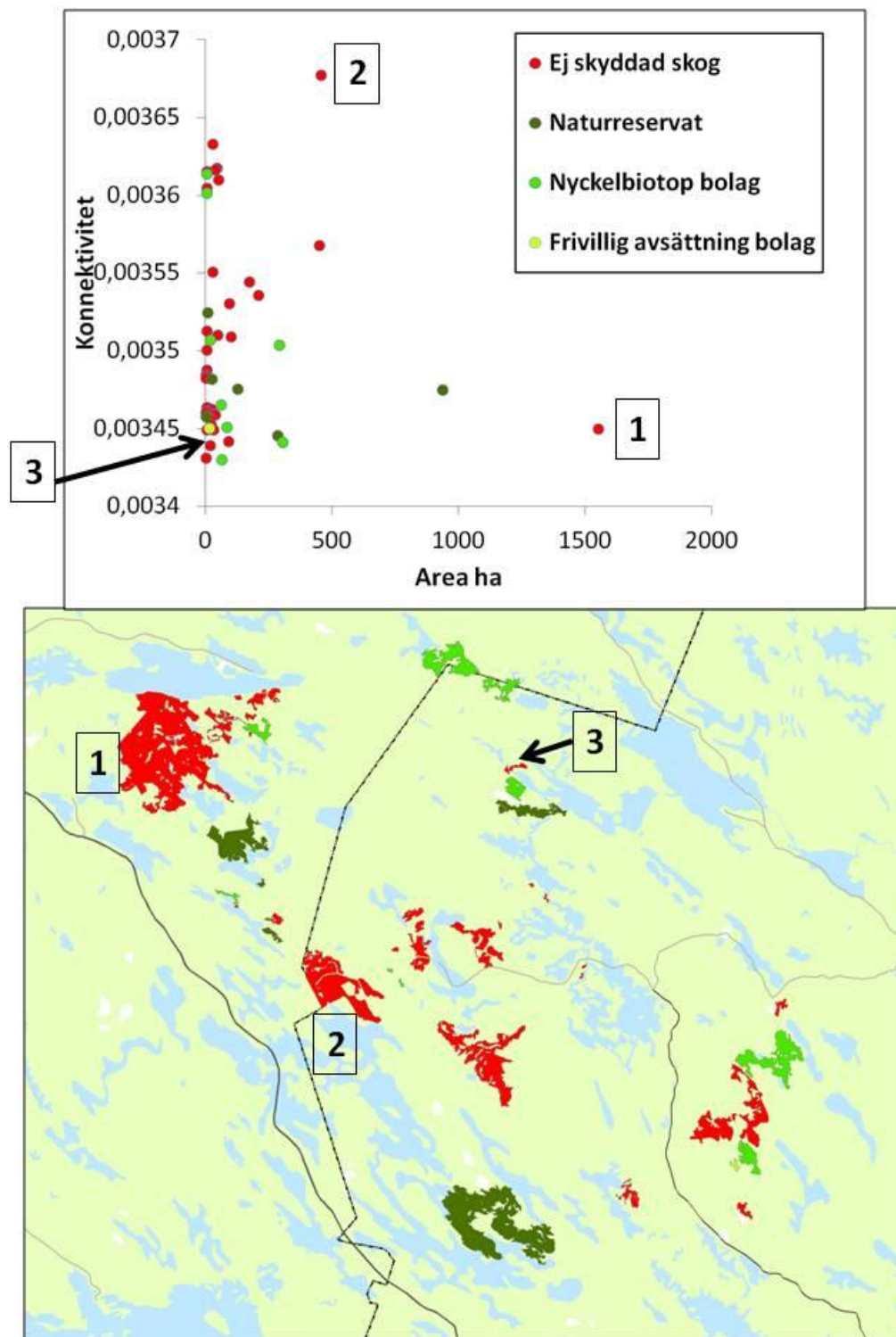
Tolvtandad barkborre

Komponentanalysen visade att vid ett urval av skogar över 100 år och ett spridningsavstånd av 4 km utgjorde hela det studerade landskapet en komponent, det vill säga att vid detta spridningsavstånd kan den tolv tandade barkborren teoretiskt sett nå alla habitatfläckar i området.

De 50 habitatfläckar som hade högst konnektivitet vid ett urval av skogar över 100 år och spridningsavståndet 4 km låg i ett område öster om riksväg 95 mellan Arjeplog och Arvidsjaur (Figur 4). Av dessa 50 fläckar var 35 stycken oskyddade och 15 stycken skyddade i form av naturreservat, nyckelbiotoper och biotopskydd (Figur 5).

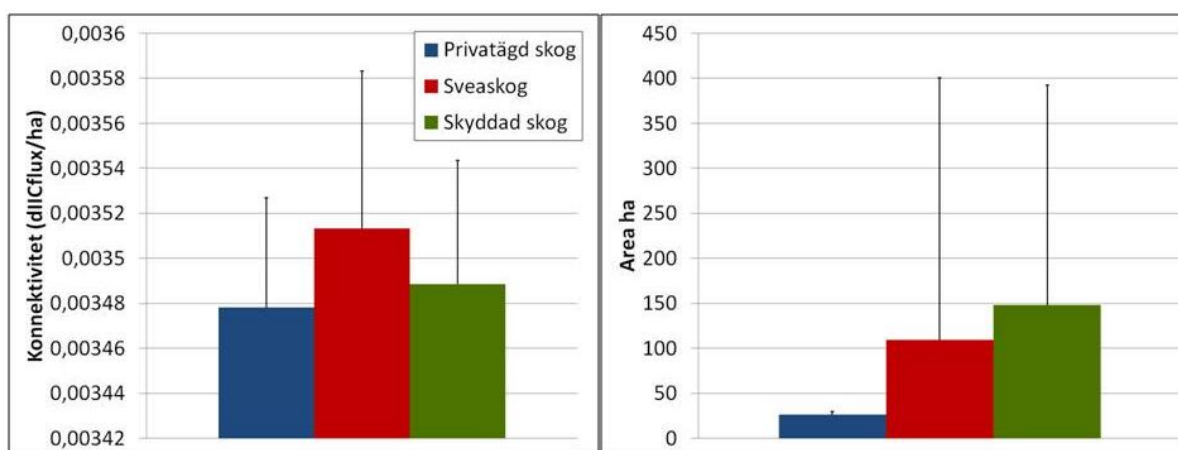


Figur 4. Karta med de 50 habitatfläckar som för den tolv tandade barkborren hade högst konnektivitet och deras placering i landskapet vid ett urval av skogar över 100 år och ett spridningsavstånd av 4 km.



Figur 5. Grafen och kartbilden visar konnektivitet och area för de 50 habitatfläckar som hade högst konnektivitet för tolv tandad barkborre vid ett spridningsavstånd av 4 km. Fläckarna är uppdelade i oskyddad (rött) och skyddad skog, som delats in i de tre underklasserna naturreservat, nyckelbiotoper och frivilliga avsättningar. Tre oskyddade områden är numrerade för att kunna identifieras i både grafen och kartbilden. Habitatfläck 1 har den största arean av de fläckar som inte är skyddade, men konnektiviteten är relativt låg. Habitatfläck 2 har en medelstor area och högst konnektivitet av alla 50 fläckar och habitatfläck 3 har både liten area och relativt låg konnektivitet.

Av de fläckar som inte var skyddade ägde Sveaskog 31 stycken, resterande 4 fläckar var privatägda (Figur 6). För de 50 fläckarna var konnektiviteten i medeltal högst för de oskyddade fläckarna som låg på Sveaskogs marker och lägst för de oskyddade fläckarna som var privatägda. Arealen var i medeltal störst för de fläckar som var skyddade och lägst för de privatägda skogsfläckarna. Variationen var mycket stor både för konnektivitet och för area, vilket kan ses i standardavvikelse (Figur 6).

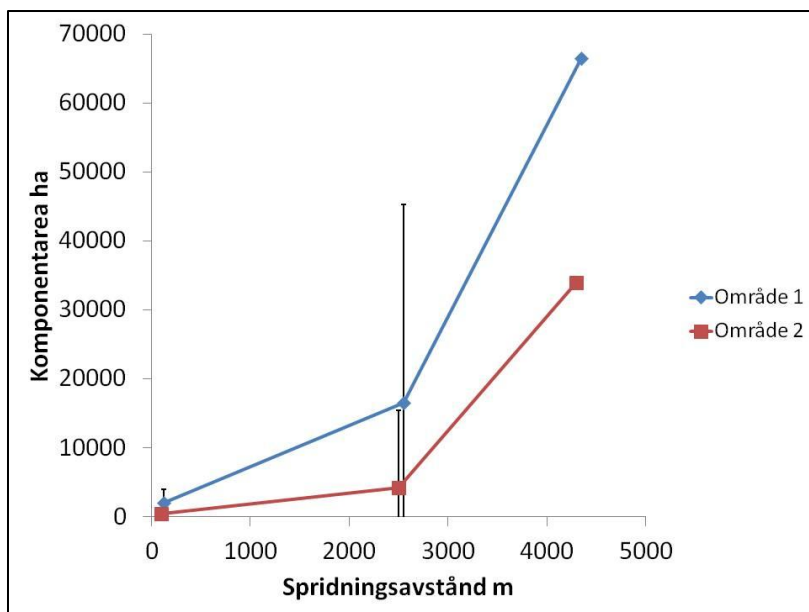


Figur 6. Medelvärden och standardavvikelse för de 50 habitatfläckar som hade högst konnektivitet uppdelat i skyddad och oskyddad skog, där oskyddad skog dessutom delats upp i två klasser utifrån markägare – privatägd eller statligt ägd via Sveaskog. Den vänstra grafen visar medelvärdet för konnektivitet, den högra grafen visar medelvärdet av habitatfläckarnas area i ha.

Lappmes

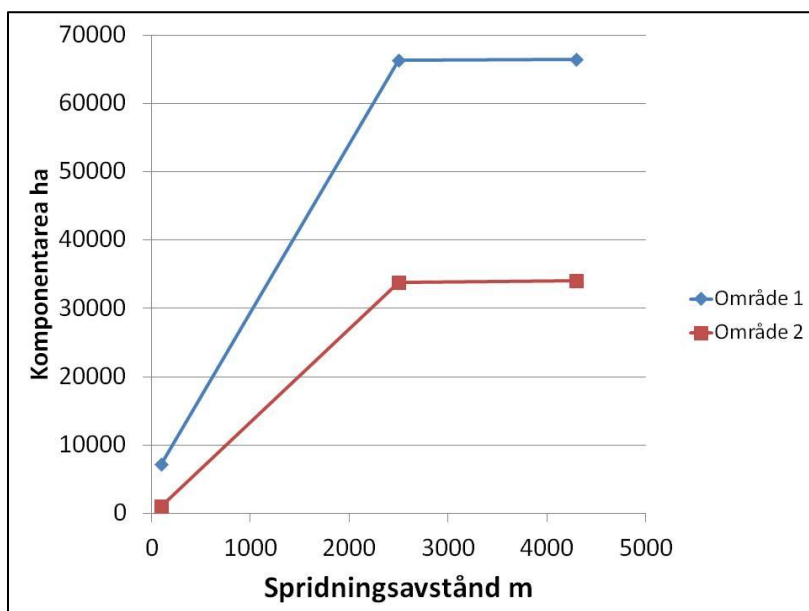
För skog över 60 år och vid 100 m spridningsavstånd var arean av de tio största komponenterna i medeltal 11 020 ha i studieområde ett och 16 790 ha i studieområde två. Den största komponenten i studieområde ett var 78 990 ha och i studieområde två var den 97 880 ha. Både för 2,5 km och 4,3 km spridningsavstånd fanns bara en komponent, det vill säga alla habitatfläckar kunde potentiellt nås av lappmesen. I studieområde ett var arean av denna komponent 165 400 ha och i studieområde två var den 196 500 ha.

För skog över 100 år och vid 100 m spridningsavstånd var arean av de tio största komponenterna i medeltal 2046 ha i studieområde ett och 443 ha i studieområde två. Vid ett spridningsavstånd av 2,5 km fanns i område ett fyra komponenter med en medelarea av 16 660 ha och i område två fanns åtta komponenter med en medelarea av 4250 ha. Vid ett spridningsavstånd av 4,3 km fanns enbart en komponent i båda områdena, för område ett var denna 66 400 ha och för område två 34 000 ha. Variationen i komponentarea var stor, särskilt för spridningsavståndet 2,5 km, trenden var dock att komponenterna i medeltal var större i område ett än i område två (Figur 7).



Figur 7. Medelvärden och standardavvikelse för komponenternas medelarea för lappmes i skog med en ålder > 100 år.

En jämförelse av den största komponentens area i respektive område visade att denna var större i område ett än i område två för alla spridningsavstånd (Figur 8).



Figur 8. Jämförelse av den största komponentens area för lappmes i skog över 100 år vid de tre olika spridningsavstånden.

DISKUSSION

Tolvtandad barkborre

Vilka habitatfläckar är av störst vikt för den tolv tandade barkborren?

Den tolv tandade barkborren påträffas oftast på döende eller nyligen döda tallar och behöver för sin larvutveckling 1-3 cm tjock och solexponerad bark (Pettersson, 2012). Sedan trakthyggesbrukets införande har andelen äldre tallbestånd och andelen död ved minskat och det har missgynnat tolv tandad barkborre som idag är rödlistad enligt kategorin starkt hotad, EN (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012).

Av de 50 fläckarna med högst konnektivitet hade de oskyddade skogsfläckar som ägdes av Sveaskog i medeltal den högsta konnektiviteten, högre än för oskyddade privatägda fläckar och högre än för skyddade fläckar. Utifrån detta resultat kan man argumentera för att Sveaskog har ett stort ansvar när det gäller bevarandet av tolv tandad barkborre. Ett stort bolag som förvaltar statliga skogar har större möjligheter än privatskogsbruket att bedriva ett effektivt skogsbruk med ekonomisk vinning samtidigt som de kan fokusera på bevarandet av sammanhängande skogsområden (Löfman, 2007). Detta eftersom de ofta förfogar över mer sammanhängande skogsinnehav än privata ägare. I det privata skogsbruket finns en större risk för konflikter mellan ekonomiska och miljömässiga mål (Löfman, 2007), eftersom privata skogsägare ofta inte har så stora innehav och därmed riskerar ekonomiska förluster vid formellt skydd av skog.

I det här fallet vore det bästa om Sveaskog tog ett relativt sett större ansvar än de privata skogsägarna. Detta eftersom Sveaskog äger de flesta av de oskyddade habitatfläckarna med högst konnektivitet och dessutom är den dominerande markägaren i det undersökta landskapet. Sveaskog har även en hög naturvårdsambition (Sveaskog, 2012), vilket motiverar särskilda insatser för bevarande av en rödlistad art som tolv tandad barkborre. Om någon form av formellt skydd skulle vara aktuellt för de privatägda fläckarna är det viktigt att markägarna informeras eftersom formellt skydd kan innebära ett stort ingrepp i bestämmanderätten för de enskilda markägarna (Anon. 2005). Målet är att skyddet av skog ska kunna ske på ett sådant sätt att äganderätten begränsas så lite som möjligt. Sammantaget bör habitatfläckarna på Sveaskogs marker prioriteras vid skydd eftersom det rör sig om statlig mark och konflikter med privata markägare då kan undvikas. Självklart vore det optimala att även skydda de privatägda fläckarna, men de hamnar längre ner i prioriteringsordningen.

Jag har inte kunnat hitta några studier som har undersökt konnektivitet av skogsfläckar uppdelat i olika ägarkategorier, vilket jag undersökte närmare för den tolv tandade barkborren. Min studie är dock enbart en första ansats till att studera detta och ytterligare forskning behövs inom området. I en finsk studie undersöktes hur ägarkategorier påverkade förekomsten av kantzoner i ett skogslandskap (Löfman, 2007). En sådan studie skulle kunna förbättras och utvecklas genom att även studera konnektivitet.

Hur kan en planeringssituation se ut inom det undersökta området med avseende på skydd av habitatfläckar med hög konnektivitet?

För att kunna besvara och diskutera frågeställningen valde jag att fokusera på de 50 habitatfläckar som hade högst konnektivitet. När det gäller prioritering av skyddsvärda skogsfläckar är graden av isolering hos den enskilda fläcken en av de centrala faktorerna att ta hänsyn till. Det innebär att det är viktigare att skydda en liten habitatfläck som ligger i anslutning till andra fläckar och som därigenom kan fungera som en spridningsväg, än att skydda en stor fläck som ligger mer isolerad då denna fläck har en mindre sannolikhet att på lång sikt kunna upprätthålla ett högt artantal eftersom individer inte kan sprida sig dit (Anon. 2006). Bland de 50 habitatfläckarna skulle man i en planeringssituation rangordna fläck 2 (Figur 5) som mest skyddsvärd eftersom denna fläck har den högsta konnektiviteten. Viktigt att komma ihåg är dock att denna fläcks höga konnektivitet är beroende av omgivande fläckar eftersom en hög konnektivitet innebär en god anslutning till andra fläckar. Om någon av de omgivande fläckarna försvinner kommer konnektiviteten att påverkas negativt för denna fläck. Hur konnektiviteten för denna fläck kommer att se ut i framtiden är alltså beroende av hur omgivande skog kommer att brukas (Anon. 2005).

För att uppnå och behålla en hög konnektivitet kan det även vara av intresse att inkludera och skydda en del brukad skog. Bergsten m.fl (2013) påpekar att för en art kan oskyddade områden med brukad skog som ligger i närheten av skyddade områden fungera som tillfälliga skydd eller sekundära habitat efter en störning eller som en spridningsväg mellan områden med hög konnektivitet. Brukade skogar kan alltså vara viktiga för att binda samman metapopulationer. I en planeringssituation är det därför även viktigt att planera hur skogen runt omkring fläck 2 (Figur 5) ska brukas, så att den höga konnektiviteten kan behållas.

Av de 50 habitatfläckarna bör de som har minst area och lägst konnektivitet, som exempelvis fläck 3 (Figur 5), hamna längst ner i prioriteringsordningen. Enligt min studie är fläckar som denna av mindre värde för den tolv tandade barkborren.

En skogsfläck med stor areal, som fläck 1 (Figur 5), har en större sannolikhet att vara identifierad som skyddsvärd sedan tidigare, eftersom den relativt enkelt kan identifieras och upptäckas via register och kartor. Denna skogsfläck låg i likhet med flera av de övriga 50 habitatfläckarna med högst konnektivitet inne i Sveaskogs ekopark Tjadnes-Nimtek. Därför kontaktade jag Sveaskog med frågan om jag kunde få mer information om målklasserna för dessa fläckar. Fläck 1 (Figur 5) var den klart största icke-skyddade fläcken skog och den är klassad som NO av Sveaskog, vilket innebär att inga skogsbruksåtgärder kommer att utföras där. I princip betyder det att denna skog blivit skyddad efter bildandet av ekoparken. För tolv tandad barkborre är detta givetvis positivt eftersom denna skogsfläck har hög konnektivitet och dessutom en stor areal, 1 550 ha. Antagandet om att en fläck med stor areal har en större sannolikhet att redan vara identifierad överensstämmer i detta fall med verkligheten.

Områden med hög konnektivitet som inte är skyddade, som fläck 2 (Figur 5), har kanske inte tidigare identifierats som skyddsvärda på grund av att landskapsplanering inte varit i fokus inom skogsbruket. Det har kanske inte funnits rätt metoder eller kunskaper för att planera skogsbruk utifrån vad som är bäst för en art på landskapsnivå. En skogsfläck som har hög konnektivitet har en god anslutning till andra skogsfläckar och för att underlätta spridning för tolv tandad barkborre är detta viktigt. Jag tror att för ett bolag som Sveaskog har inte anslutning till andra skogsfläckar varit viktigast vid bedömningar av eventuella avsättningar, utan där har istället den enskilda fläckens kvalitéer bedömts.

För att kunna upprätthålla en god konnektivitet på landskapsnivå behöver hänsyn tas till vad som finns runtom en enskild skogsfläck. Det kan hända att en fläck med lägre kvalitéer, med exempelvis mindre gamla träd eller död ved, ändå är av större betydelse på landskapsnivå än en fläck med högre kvalitéer, beroende på att denna fläck har lägre konnektivitet. Det kan då ur landskapsperspektiv vara bättre att prioritera restaurering och återskapande av naturvärden för fläcken med lägre kvalitéer, just för att den ligger bättre till i landskapet.

Gustafsson & Perhans (2010) framhåller att en stor andel av en boreal naturskog består av tidiga successioner som följt efter en brand med en del gamla träd som överlevt branden och mycket död ved. De föreslår att man ska försöka efterlikna det naturliga systemet genom att skydda skog i olika åldersklasser, det vill säga inte enbart gammal skog, för att gynna tidig-successionsarter. I samma studie föreslår man att en del skyddade områden bör brännas för att gynna arter som är knutna till eller beroende av brand och/eller död ved. Eftersom tolv tandad barkborre gynnas av brand genom att den får tillgång till fler solexponerade döende tallar (Ehnström & Lindelöw, 2007; Pettersson, 2012) kan det vara aktuellt med restaureringsåtgärder i form av naturvårdsbränning även i områden med oskyddad brukad skog.

En av de mest effektiva metoderna för att upprätthålla en god biodiversitet i ett landskap är att öka konnektiviteten i befintliga naturreservat genom att skapa sammanhängande nätverk av skyddad skog (Bergsten m.fl. 2013). Förutom att skydda skog, bör man även sträva efter att efterlikna det naturliga skogsekosystemet med naturliga störningar, där branden är den boreala skogens viktigaste störningsfaktor (Esseen et al. 1997).

Styrkan med att använda konnektivitet vid planering inom skogsbruket är att det är ett objektiva mått, till skillnad från exempelvis naturvärdesbedömningar som riskerar att bli mer subjektiva. Vid beräkning av konnektivitet erhålls ett värde för varje skogsfläck och prioritering vid skydd av skog kan ske med utgångspunkt från de fläckar som har högst konnektivitet. Motivering till varför en viss skogsfläck valts ut som skyddsvärd kan enkelt göras genom att visa på variationen i konnektivitet för de olika fläckarna. Detta genom att jämföra det framräknade värdet på konnektivitet för en fläck med en annan fläck och prioritera den fläck som har högst konnektivitet. Det som komplicerar användandet av konnektivitet som ett mått vid planering är att metoden än så länge kräver kunskap om arters spridningsförmåga. Detta är inte alltid lätt att hitta tillförlitliga uppgifter om. I dagsläget finns enbart begränsade kunskaper om många arters spridningsmöjligheter (Bergsten m.fl. 2013) och det behövs mer forskning inom detta område.

Modell för urval av skogsfläckar – tolv tandad barkborre

För tolv tandad barkborre hade modellen för att identifiera lämpliga habitatfläckar blivit bättre om det gått att kombinera ålderskriteriet skog över 100 år med en viss andel tallskog, eftersom arten främst lever under 1-3 cm tjock tallbark (Pettersson, 2012). Eftersom jag enbart utgick ifrån kNN-Sverige i mitt dataurval gjordes bedömningen att en sådan kombination av ålder och andel tall skulle ge ett för osäkert resultat. En sådan kombinerad sökning skulle exempelvis ha kunnat utföras genom att ta ut skogsfläckar över 100 år med minst 50 % tallskog över 100 år. Förklaringen till att resultatet blir osäkert är att kravet för en viss andel tall över 100 år baseras på hur många pixlar av tall över 100 år som finns i varje skogsfläck. kNN-data har stor osäkerhet på pixelnivå och om det handlar om en liten skogsfläck kanske det enbart finns en pixel med tall över 100 år i den fläcken och det ger stor osäkerhet i resultatet. Dessutom ökar osäkerheten i kNN-data med ökande ålder (Reese

m.fl.2003). Fler urvalskriterier ger ett osäkrare urval vid användande av kNN-data, särskilt om dessa kriterier tillämpas på små skogsfläckar.

En alternativ modell som jag kunde ha använt mig av med kombinerade kriterier som skulle ha gett ett säkrare resultat kunde ha sett ut så här: Först kunde jag sökt ut skogsfläckar med en ålder över 100 år och i nästa steg hade jag kunnat se hur många av dessa skogsfläckar som var större än 100 ha och hade minst 50 % tallskog. I ett landskap med en stor andel gammal tallskog borde det finnas fler sådana skogsfläckar än i ett landskap med mindre andel gammal tallskog.

Min modell visade att vid ett spridningsavstånd av 4 km fanns enbart en komponent i landskapet för tolv tandad barkborre. Det innebär att barkborren potentiellt sett skulle kunna sprida sig till alla skogsfläckar över 100 år i det studerade landskapet. I verkligheten ser det dock inte ut så. Tolv tandad barkborre är starkt hotad, EN, i 2010 års rödlista (Gärdenfors, 2010). Den modell jag använt för att söka ut lämpliga skogsfläckar har alltså brister, då den inte indikerar något om andelen gammal tallskog i varje fläck. Modellen visar skogsfläckar över 100 år men det går inte att säga mer om vilka kvalitéer dessa skogsfläckar har. I praktiken kan en sådan här modell användas för att identifiera intressanta områden med hög konnektivitet som sedan kan besökas i fält för vidare inventeringar, dels av eventuell förekomst av tolv tandad barkborre och dels av potentiellt viktiga habitat för arten.

Konnektivitet i kantområden

De värden på konnektivitet som beräknats för habitatfläckar nära kanterna av de studerade områdena är osäkra. Denna osäkerhet beror på att de konnektivitetsberäkningar som utförts för de kantliggande habitatfläckarna baserats på att det inte finns något tillgängligt habitat utanför områdena, eftersom det inte finns någon information om det omgivande landskapet, det är ”tomt”. Detta innebär att konnektiviteten ofta blir lägre i kantområdena, vilket kanske inte är fallet i verkligheten men det blir så eftersom det inte går att säga hur landskapet ser ut på andra sidan kanten av studieområdet. Det här problemet blir större i små studieområden och kunde delvis undvikas i min studie eftersom mina studieområden var mycket stora, så kantområdena var små i proportion till hela områdesarean. Denna osäkerhet hade även kunnat undvikas genom att definiera ett buffertavstånd från kanterna och därefter helt enkelt utesluta de fläckar som låg närmast kanterna. För de 50 fläckar med högst konnektivitet som jag för tolv tandad barkborre analyserade mer påverkades dock inte konnektiviteten av denna osäkerhet eftersom dessa fläckar låg långt ifrån kanterna.

Lappmes

Målet var att undersöka orsakerna till varför lappmesen försvunnit från det kustnära området medan den finns kvar i det område som ligger i inlandet. Den hypotes jag hade var att fragmentering av skogslandskapet kunde vara en orsak till att lappmesen försvunnit från det kustnära området.

Jämförelse mellan områdena av komponenter och deras storlek för skog över 60 år

Mina analyser visade att för alla spridningsavstånd var komponenterna större i område två, det kustnära området där lappmesen inte finns kvar, jämfört med område ett. Komponenternas area indikerade hur mycket skog över 60 år som fanns i respektive område, det vill säga hur stor arealen av lämpliga habitatfläckar var. Större komponenter innebar större arealer med lämpliga habitatfläckar. Analyserna visade alltså att arealen av lämpliga habitatfläckar var större i det kustnära området, där lappmesen inte finns kvar, vilket kan likställas med att skogar med en ålder över 60 år var mindre fragmenterade i det kustnära området än i inlandsområdet. Detta resultat kunde inte bekräfta hypotesen om att fragmentering kunde vara en orsak till att lappmesen försvunnit från det kustnära området. Mina analyser gav motsatt resultat än förväntat, det vill säga att det område där arten försvunnit var mindre fragmenterat. Det är tydligt att vid ett urval av skogar över 60 år lyckades jag inte fånga in rätt kriterier för att kunna förklara varför lappmesen försvunnit från det ena området, den modell jag använde mig av var inte tillräckligt bra.

Jämförelse mellan områdena av komponenter och deras storlek för skog över 100 år

Mina analyser visade att för alla spridningsavstånd var komponenterna större i inlandsområdet, det område där lappmesen finns kvar, jämfört med det kustnära området. Detta resultat kan tolkas som att det finns en större areal lämpliga habitatfläckar i det område där lappmesen finns kvar jämfört med det område där den har försvunnit. För skog över 100 år kan alltså hypotesen att fragmentering av skogslandskapet kan vara en orsak till att lappmesen försvunnit bekräftas. Detta eftersom det i det område där arten finns kvar finns en större areal lämpliga habitatfläckar vilket kan likställas med en lägre fragmenteringsgrad.

Vid ett urval av skogar över 100 år verkar min modell kunna användas för att bekräfta teorin om att en högre fragmenteringsgrad i det kustnära området kan vara en orsak till att lappmesen försvunnit därifrån. Resultatet är vad jag förväntade mig, till skillnad från det resultat jag fick vid ett urval av skogar över 60 år. Min tolkning av detta är att fler av de kvalitéer lappmesen behöver finns i skogar över 100 år jämfört med skogar över 60 år. Lappmesen är beroende av äldre, sammanhängande skogar och typiska habitat för arten är glesa barrskogar med ett tydligt lövinslag och höjdläggesskogar (Edenius & Tjernberg, 2010). Det är svårt att säga något om exakt vad det är som lappmesen behöver som finns i skogar över 100 år men inte i skogar över 60 år. Det är i alla fall klarlagt att lappmesen missgynnas av flera faktorer kopplade till trakthyggesbruk. Andelen gammal barrskog har kraftigt minskat med habitatförluster som följd i och med trakthyggesbrukets införande (Virkkala, 1990) och i brukad skog finns färre lämpliga häckningsplatser i form av högstubbar och stående döda eller

döende träd samt en mindre andel lövträd (Orell m.fl. 1999). Studier som visat att arten missgynnas av gallrade produktionsskogar (Virkkala, 1990) förstärker ytterligare bilden att trakthyggesbruk missgynnar lappmesen. Men eftersom trakthyggesbruket infördes i stor skala på 1950-talet (Albrektson m.fl. 2012), borde mina analyser av skogsfläckar över 60 år inte inkludera så många trakthyggesbrukade fläckar. Det mest troliga är att det i skogar över 100 år finns mer av alla de kvalitéer lappmesen behöver, det finns sannolikt mer döda och döende träd, det är troligt att det finns ett större naturligt lövinslag och det är mindre troligt att dessa skogar är gallrade.

Att sammanhängande skogar är viktiga för lappmesen förklaras av att arten är känslig för habitatfragmentering då den kräver ett stort hemområde under häckningstiden (Järvinen, 1982; Orell m.fl. 1999). Mina analyser visar att dessa sammanhängande skogar bör vara över 100 år, då det fanns mer sådana skogar i det område där arten finns kvar. Det verkar inte räcka med skogar över 60 år eftersom arten inte fanns kvar i det område som hade en större andel sammanhängande skogar över 60 år. Utifrån min studie bedömer jag att den faktor som är viktigast för lappmesen är att det i landskapet finns en stor andel sammanhängande skogar över 100 år, det vill säga att landskapet har en så låg fragmenteringsgrad med avseende på den typen av skog som möjligt.

Modeller för urval av skogsfläckar – lappmes

För lappmes gav analyserna av skogsfläckar över 60 år inte det förväntade resultatet, eftersom det fanns mer skogsfläckar över 60 år i det område där arten försvunnit. Detta indikerar att lappmesen behöver mer än bara skogar över 60 år för att kunna fortleva i ett område. Analyserna av skogsfläckar över 100 år visade att komponenterna var större i det område där arten finns kvar, det vill säga att i skogar över 100 år verkar fler av de kvalitéer som lappmesen behöver finnas. Lappmesen är beroende av äldre, sammanhängande skogar och typiska habitat för arten är glesa barrskogar med ett tydligt lövinslag och höjdlägeskogar (Edenius & Tjernberg, 2010). Möjligen skulle man kunna lägga in ytterligare kriterier vid urvalet av lämpliga skogsfläckar, där man förutom att identifiera skogar över 60 och 100 år skulle ha kunnat välja ut skogar med en viss lövandel, en viss höjd över havet eller en viss gleshet. Jag ansåg dock inte att det var möjligt, eftersom jag inte hittade några uppgifter om hur stor lövandel lappmesen behöver, vad som räknas som en höjdlägeskog samt hur en gles skog skulle definieras i detta fall. För att undvika att bygga en modell på mina egna spekulationer eller godtyckligt valda värden uteslöts helt enkelt ytterligare kriterier. Detta gav upphov till modeller med brister, där jag i efterhand kunde konstatera att ett urval av skogar över 60 år inte fångade in de skogsfläckar lappmesen behöver men att urvalet av skogar över 100 år lyckades bättre. I dessa skogar finns troligtvis fler av de kvalitéer som arten behöver och framförallt finns det mer sådan skog i det område där arten finns kvar, landskapet är där mindre fragmenterat.

Slutsats

Det är ofta skogsbolag som har det största ansvaret vid skydd av skog eftersom de äger stora sammanhängande arealer i landskapet. Vid skydd av skog för bevarande av spridningsbegränsade arter är konnektivitet ett centralt begrepp, eftersom det visar på hur god anslutning det finns mellan olika skogsfläckar i landskapet. Vid planering inom skogsbruket och vid prioritering av områden som ska skyddas kan det vara effektivt att använda konnektivitet eftersom det är ett objektiva mått. För att konnektivitetsmålet ska vara användbart i praktiken behövs goda kunskaper om arters spridningsförmåga, därför bör mer forskning genomföras kring detta.

Det kan vara svårt att utifrån de habitatkrav och spridningsavstånd som finns i litteraturen utforma en riktig modell för beräkning av konnektivitet eftersom vissa uppgifter kan saknas eller vara felaktiga. För lappmes var det svårt att hitta en förklaring till vilka skillnaderna var mellan skog över 60 år och över 100 år, som gav olika resultat vid analyserna.

Tillkännagivanden

Jag vill rikta ett stort tack till Magnus Magnusson, institutionen för vilt, fisk och miljö, SLU, för hans engagemang och stöd genom hela arbetet och för att han alltid tagit sig tid att svara på mina frågor. Ett särskilt tack för den hjälp jag fick vid analyserna och beräkningarna av konnektivitet.

Tack till mina handledare Jon Andersson, institutionen för vilt, fisk och miljö, SLU, och Roger Pettersson, institutionen för vilt, fisk och miljö, SLU, för den vägledning och support jag fått under arbetets gång samt för den hjälp och de kommentarer jag fått.

REFERENSER

- Albrektson, A., Elfving, B., Lundqvist, L., & Valinger, E. (2012). *Skogsskötselserien nr 1 – Skogsskötselns grunder och samband*. Skogsstyrelsens förlag. [Online] Tillgänglig: <http://www.skogsstyrelsen.se/Aga-och-bruka/Skogsbruk/Skogsskotselserien/Skogsskotselns-grunder-och-samband/> [2013-03-18]
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*. 71:355-366
- Anon. (2005). *Nationell strategi för formellt skydd av skog*. Naturvårdsverket & Skogsstyrelsen. Stockholm & Jönköping.
- Anon. (2006). *Strategi för formellt skydd av skog i Västerbottens län*. Länsstyrelsen i Västerbottens län & Skogsstyrelsen i Västerbottens län. Umeå
- Anon. (2008). *kNN-Sverige*. Institutionen för skoglig resurshushållning, Sveriges Lantbruksuniversitet.
- Bergsten, A., Bodin, Ö. & Ecke F. (2013). Protected areas in a landscape dominated by logging – A connectivity analysis that integrates varying protection levels with competition–colonization tradeoff. *Biological Conservation*. 160:279-288
- Bernes, C. (2011). *Biologisk mångfald i Sverige*. Monitor 22. Naturvårdsverket, Stockholm.
- Bodin, Ö., Tengö, M., Norman, A., Lundberg, J. & Elmqvist, T. (2006). The value of small size: Loss of forest patches and ecological thresholds in southern Madagascar. *Ecological Applications* 16: 440-451
- Bodin, Ö & Zetterberg, A. (2010). *MatrixGreen User's Manual: Landscape Ecological Network Analysis Tool*. Stockholms universitet och Kungliga Tekniska Högskolan, KTH. [Online] Tillgänglig: http://www.kth.se/polopoly_fs/1.197350!/Menu/general/column-content/attachment/matrixgreenUserManual.pdf [2013-04-10]
- Ecke, F., Christensen, P., Rentz, R., Nilsson, M., Sandström, P. & Hörnfeldt, B. (2010). Landscape structure and the long-term decline of cyclic grey-sided voles in Fennoscandia. *Landscape Ecology* 25: 551-560.
- Edenius, L. & Tjernberg, M. (2010). Artfaktablad *Parus cinctus* – lappmes. Artdatabanken, SLU, Uppsala. [Online] Tillgänglig: http://www.artfakta.se/Artfaktablad/Parus_Cinctus_103022.pdf [2013-03-06]
- Ehnström, B. & Axelsson, R. (2002). *Insektsnag i bark och ved*. Artdatabanken, SLU, Uppsala.
- Ehnström, B. & Lindelöw, Å. (2007). Artfaktablad *Ips sexdentatus* - tolv tandad barkborre. Artdatabanken, SLU, Uppsala. [Online] Tillgänglig: http://www.artfakta.se/Artfaktablad/Ips_Sexdentatus_101139.pdf [2013-03-08]
- ESRI. (2012). ArcGIS Desktop 10.1.
- Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. (1997). Boreal forests. *Ecological Bulletins* 46:16-47

- Franklin, A.B., Noon, B.R. & George, T.L. (2002). What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology*. 25: 20-29
- Granqvist, Pahlén, T., Nilsson, M., Egberth, M., Hagner, O. & Olsson, H. (2004). kNN-Sverige: Aktuella kartdata över skogsmarken. *Fakta skog* 12
- Gustafsson, L. & Perhans, K. (2010). Biodiversity conservation in Swedish forests: Ways forward for a 30-year-old multi-scaled approach. *Ambio*. 39:546-554
- Gärdenfors, U. (red.) (2010). *Rödlistade arter i Sverige 2010*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Haila, Y. (1999). Islands and fragments. I: Hunter Jr, M.L. (Eds.) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. S.234-264. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jactel, H. (1991). Dispersal and flight behaviour of *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) in pine forest. *Annales des sciences forestieres*. 48:417-428
- Jactel, H. & Gaillard, J. (1991). A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* (Boern) (Col., Scolytidae) with an automatically recording flight mill. *Journal of Applied Entomology* 112:138-145
- Jonsson, M. (2002). *Dispersal ecology of insects inhabiting wood-decaying fungi*. Doktorsavhandling. Uppsala: Sveriges Lantbruksuniversitet
- Järvinen, A., (1982). Ecology of the Siberian Tit *Parus cinctus* in NW Finnish Lapland. *Ornis Scandinavia*. 13:47-55
- Laita, A., Mönkkönen, M. & Kotiaho, J.S. (2010). Woodland key habitats evaluated as part of a functional reserve network. *Biological Conservation*. 143:1212-1227
- Lindenmayer, D.B. & Fischer, J. (2006). *Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis*. Island press, Washington
- Lindström, Å. & Green, M. (2013). *Övervakning av fåglarnas populationsutveckling. Årsrapport för 2012*. – Rapport, Biologiska institutionen, Lunds Universitet.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Metria (2010). *Markägartan* - En produkt som redovisar Sveriges stora markägare. www.metria.se
- Naturvårdsverket (2012-03-25). *Miljömål. Ett rikt växt- och djurliv*. [Online] Tillgänglig: <http://xn--miljml-mua8k.se/sv/Miljomalen/16-Ett-rikt-vaxt--och-djurliv/> [2013-03-21]
- Naturvårdsverket (2013). [Online] *Skyddad natur*. Tillgänglig: <http://sn.vic-metria.nu/skyddadnatur/index.jsf> [2013-03-22]
- Niklasson, M. & Nilsson, S.G. (2005). *Skogsdynamik och arters bevarande*. Studentlitteratur. Lund
- Nilsson, S.G., Hedin, J., & Niklasson, M. (2001). Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 3:10-26

- Orell, M., Lahti, K., & Matero, J. (1999). High survival rate and site fidelity in the Siberian Tit *Parus Cinctus*, a focal species of the taiga. *Ibis*. 141:460-468
- Pascual-Hortal, L. & Saura, S. (2006). Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology*. 21: 959-967
- Pascual-Hortal, L. & Saura, S. (2007). *Conefor Sensinode 2.2. User's manual*. [Online] Tillgänglig: <http://www.conefor.org/files/usuarios/CS22manual.pdf> [2013-04-10]
- Pascual-Hortal, L. & Saura. (2008). Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research*. 127:23-31
- Pettersson, R.B. (2008). *Tolvtandad barkborre i Västerbottens och Norrbottens län 2007*. Nyköping: Länsstyrelsen Södermanlands län. Rapport 2008:10
- Pettersson, R.B. (2012). *Åtgärdsprogram för skalbaggar på nyligen död tall 2012-2017*. Naturvårdsverket, Remissversion. [Online] Tillgänglig: <http://www.lansstyrelsen.se/sodermanland/Sv/om-lansstyrelsen/remisser/Pages/remiss-agp-skalbaggar-nyligen-dod-tall.aspx> [2013-03-19]
- Ranius, T. (2006). Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology*. 48:177-188
- Reese, H., Nilsson, M., Granqvist Pahlén, T., Hagner, O., Joyce, S., Tingelöf, U., Egberth, M., Olsson, H. (2003). Countrywide Estimates of Forest Variables Using Satellite Data and Field Data from the National Forest Inventory. *Ambio*. 32: 542-548
- Saura, S. & Rubio L. (2010). A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*. 33:523-537
- Sauvard, D. (2004). General biology of bark beetles. I: Lieutier, F. m.fl. (Eds.) *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*.s. 63-88. Kluwer Academy Publishing, London
- Skogsstyrelsen (2013). *Skogens källa*. [Online] Tillgänglig: <http://www.skogsstyrelsen.se/Aga-och-bruka/Skogsbruk/Karttjanster/Skogens-Kalla/> [2013-03-14]
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571–573.
- Urban, D. & Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: A graph theoretical perspective. *Ecology*. 82: 1205-1218
- Virkkala, R. (1990). Ecology of the Siberian Tit *Parus cinctus* in relation to habitat quality: effects of forest management. *Ornis Scandinavica* 21:139-146
- Walters, S. (2007). Modeling scale-dependent landscape pattern, dispersal, and connectivity from the perspective of the organism. *Landscape Ecology*. 22:867-881.

Weslien, J. & Widenfalk, O. (2009). *Skogsskötselserien nr 14 – Naturhänsyn*. Skogsstyrelsens förlag. [Online] Tillgänglig: <http://www.skogsstyrelsen.se/Aga-och-bruka/Skogsbruk/Skogsskotselserien/Naturhansyn/> [2013-03-19]

Östlund, L., Zackrisson, O. & Axelsson A.-L. (1997). The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research*. 27: 1198-1206